

PASSAT I PRESENT DE LES HIPÒTESIS BIOGEOGRÀFIQUES

Normalment, s'entén per biogeografia l'estudi de la distribució dels éssers vius, des del punt de vista de l'espai, al llarg del temps. Amb freqüència hom parla de zoogeografia i de fitogeografia per a indicar les parts de la biogeografia que es dediquen a estudiar, respectivament, els animals i les plantes. Malauradament, es tracta més que d'una duplicitat de termes, car sovint succeeix que els zoogeògrafs d'una determinada zona del planeta ignoren el que fan els seus col·legues botànics, i inversament, de tal manera que durant molt de temps la biogeografia ha estat lluny d'ésser la ciència holística que hom pretén idealment (WILEY, 1981). Tan sols recentment, amb motiu dels grans debats que han agitat aquesta disciplina biològica, sembla que ha estat una mica superat aquest punt de vista reduccionista. Qualsevol especialista que s'identifiqui amb una de les diverses escoles actuals admet que les causes últimes de la distribució geogràfica dels animals i les plantes són les mateixes i, conseqüentment, cada vegada cal més una visió sintètica.

Gran part d'aquest article es dedicarà a la discussió de les grans tendències i debats que hom planteja actualment a propòsit del fet biogeogràfic. Però, per entrar en matèria, és absolutament necessària una visió històrica de l'origen i desenvolupament d'aquesta part de les ciències naturals.

Origen i etapa clàssica de la biogeografia

Si bé durant l'antiguitat clàssica tingueren lloc diferents intents de descripció de la distribució de la fauna i flora del món conegut, intents principalment basats en qüestions climàtiques, la posterior divulgació i imposició de l'explicació bíblica impedí qualsevol aproximació racional al problema fins al segle XVIII. En arribar aquest moment, els arguments basats en el Gènesi, amb un mont Ararat com a únic centre de dispersió després del Diluvi,



Foto 1: Georges-Louis Leclerc, comte de Buffon
(Foto: ICC)

eren absolutament insostenibles. Els descobriments geogràfics havien tingut una importància fonamental per a arribar a aquesta situació. Quan els exploradors arribaren a les noves terres foren testimonis d'una fauna i d'una flora que poc o gens tenien a veure amb les europees. Com a màxim hom podia pensar que la creació havia estat un fenomen simultani en diversos llocs del planeta, però que no havia ocorregut únicament en un punt determinat del Pròxim Orient, com era la creença més estesa.

A partir d'aquest moment qualsevol història de les hipòtesis biogeogràfiques, si més no pel que fa als animals, ha de començar amb Buffon. Si Linné és el pare de la moderna classificació dels éssers vius, Buffon ho és de la biogeografia, i cal tenir present que totes dues coses no són res més que conseqüència de llur actitud recíproca envers l'espècie biològica.

Linné edificà un sistema jeràrquic, rígid, en funció de la creença en unes

espècies animals i vegetals producte de la creació divina, pràcticament inalterables, un sistema de categories creat de fora de la natura estant, car el naturalista suec era molt conscient de l'artificiositat de gran part dels seus esquemes. Per contra, Buffon posà l'accent sobre els estudis faunístics. Per a ell l'espècie era una entelèquia racionalista, en la mesura en què estava convençut que les condicions ambientals configuraven els tipus animals de les diferents regions del planeta. D'aquesta manera, sistemàtica i biogeografia naixien pràcticament plegades, en funció de dues concepcions diferents d'un mateix fet biològic, l'especiació, i des d'aleshores les dues disciplines no han deixat d'interactuar entre si. De totes maneres, en Linné hi havia una preocupació biogeogràfica que es manifesta en la seva concepció del Jardí del Paradís com a centre de dispersió (NELSON, 1983). Creia que aquest jardí hauria estat en un continent avui desaparegut, situat a l'alçada de l'equador, on l'existència de muntanyes hauria possibilitat la vida d'una flora i vegetació alpines.

Buffon és, doncs, l'inici de l'etapa clàssica de la biogeografia. Es tracta d'un període caracteritzat per una massiva aportació empírica. Les exploracions de noves terres permeten d'acumular immenses col·leccions, que donen lloc als grans centres museístics de l'Europa il·lustrada. Zimmermann, Humboldt i Agassiz són alguns dels símbols d'aquesta època, i si bé les aportacions són molt importants, el factor ideològic representat pel creacionisme persistent bloquejà qualsevol iniciativa de volada racional. En qualsevol cas, ja aleshores els especialistes tingueren ben clar que la repartició present d'animals i plantes era fruit de la interacció entre dos tipus diferents de factors. D'una banda els que avui diríem ecològics; de l'altra, els d'ordre històric. El problema, llavors com ara, era ponderar de forma adient la influència d'aquestes dues menes de factors. Els creacionistes, aclaparats pel pes



Foto 2: Carl von Linné

(Foto: ICC)

innegable de l'extraordinària diversitat demostrada per les grans exploracions, no pogueren continuar posant l'accent únicament en els aspectes modificadors de l'ambient i hagueren de transformar radicalment la seva explicació històrica. Postularen una sèrie de creacions simultànies que haurien donat lloc a les faunes i flores de les diverses regions biogeogràfiques. El viatge del «Beagle» permeté que Charles Darwin, un jove naturalista que s'havia educat dins aquesta tradició, tanqués l'etapa analitzada.

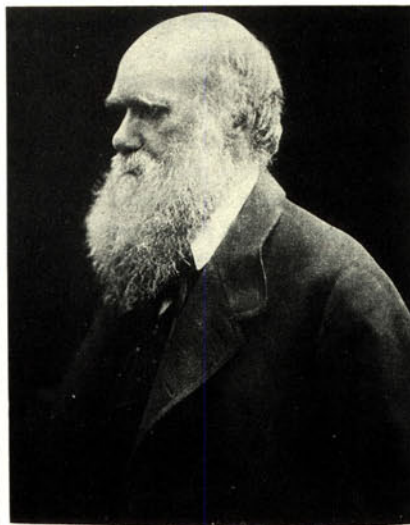
Darwin i Wallace

El que s'ha conegut com a biogeografia evolucionista neix el 1859, any de la publicació de *L'origen de les espècies*. Però també cal remarcar que el llibre de Darwin fa fonamentalment els aspectes causals de la biogeografia. Hi ha un altre vessant de la qüestió, l'aproximació descriptiva, que s'anà desenvolupant fins a cert punt autònomament dels debats evolucionistes. I això no és estrany, car les arrels de l'aspecte descriptiu són els estudis regionals. Tanmateix, dins aquesta tendència no hi mancaren les aportacions pre-darwinianes de síntesi, moltes d'elles molt valuoses. Així, el 1858, P.L. Sclater publicava en els «Proceedings» de la Linnean Society de Londres (la mateixa revista utilitzada per Darwin i Wallace per donar a conèixer les seves idees sobre la selecció natural) el treball *On the general geographical distribution of the members of the class Aves*. Sclater hi feia una transposició dels coneixements que hom tenia sobre la distribució de la fauna ornitològica de les grans regions del planeta i proposava les sis divisions biogeogràfiques

que, encara ara, són àmpliament utilitzades: Paleàrtica, Neàrtica, Neotropical, Etiòpica, Oriental i Australiana.

De fet, la sistematització darwinista, pel que fa a la biogeografia, es féu per mitjà d'una obra d'Alfred Wallace, publicada el 1876, *The geographical distribution of animals*. Aquest llibre participa del caràcter causal i del descriptiu. Així, per una banda, Wallace és dins la tradició descriptiva en la mesura en què basa gran part dels seus raonaments en les idees derivades dels seus viatges per l'arxipèlag malai i que l'havien conduït, de forma paral·lela a Darwin, a la idea de la selecció natural. Per l'altra, aprofundeix i desenvolupa els conceptes que el mateix Darwin havia lliurat en els capítols 12 i 13 de *L'origen de les espècies*. D'aquesta manera, raonava la repartició no cosmopolita de les espècies animals, intentant demostrar que els factors ambientals no són els únics que cal tenir en compte quan hom estudia la distribució geogràfica dels éssers vius, en la mesura en què zones del planeta climàticament molt similars, no comparteixen la mateixa fauna. Cridava l'atenció sobre la necessitat de comparar les faunes actuals i les extingides. De fet, a partir de les obres de Darwin i Wallace podríem intentar sistematitzar una sèrie de punts que han estat el fonament del primer darwinisme i, en part, del neodarwinisme, pel que fa a la biogeografia. Serien:

1. *Valor relatiu de la divisió del món en regions biogeogràfiques*. Qualsevol divisió



Ch. Darwin

Foto 3: Portada de l'edició anglesa del 1901 de l'obra de Darwin (Foto: ICC)

en regions és basada en determinats grups animals o vegetals, sense considerar-ne molts d'altres. Un bon exemple és el continent americà, dividit en regió Neàrtica i regió Neotropical, en base a les diferències entre els mamífers, per exemple, i oblidant que, sense sortir de l'àmbit dels vertebrats, la fauna d'ocells apareix com a molt unitària a banda i banda de l'istme de Panamà (MAYR, 1982). Fins i tot la molt coneguda «línia de Wallace», que separa les regions Oriental i Australiana al llarg de l'estret de Macasar, entre Bali i Lombok, ha provocat força polèmica, atès que tan sols respon exactament a dos tipus de fauna teriològica diferent, i que el canvi de la fauna d'ocells és molt més gradual (WALLACE, 1986).

2. *La capacitat de dispersió com a explicació de la distribució actual d'animals i plantes*. Admès que el clima tot sol no pot explicar les diferències florístiques i faunístiques, i a partir del rebuig de les explicacions creacionistes, el darwinisme es fonamenta en la comunitat d'ascendència, també pel que fa la distribució d'animals i plantes. Hom pot pensar, doncs, en centres d'origen i, conseqüentment, de dispersió dels taxons. Qualsevol espècie animal o vegetal té una potencialitat de propagació veritablement gran, fins i tot il·limitada. Tan sols les barreres o obstacles, no sempre geogràfics, poden explicar les disjuncions de la distribució actual. Així, les poblacions relictas de les zones alpines han quedat com a testimoniatge d'una dis-

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION OR
THE PRESERVATION OF FAVOURED
RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE

BY CHARLES DARWIN, M.A.,
LL.D., F.R.S.

WITH PORTRAIT

LONDON
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET, W.
1901

Foto 4: Charles Darwin

(Foto: ICC)

tribució contínua en èpoques glaciars. Aquesta capacitat de dispersió explica a més les semblances entre els éssers vius de les illes i els del continent veí, que ja Darwin va argumentar a propòsit de les Galápagos. L'especiació és un fenomen continuat a partir d'aquests centres de dispersió, de forma que les noves espècies que van sorgint desplacen les més primitives cap a la perifèria de l'àrea de distribució, de forma similar a com es propaga el moviment ondulatori en un bassal, quan es llença una pedra.

3. *La constància en la distribució de les terres emergides.* Ha estat una idea correntment acceptada dins la tradició darwinista que la distribució de les masses continentals s'ha mantingut constant. Com a màxim s'acceptaria l'existència de ponts terrestres, en un moment o altre de la història geològica, entre masses continentals avui separades, ponts que haurien facilitat la dispersió de les espècies vegetals o animals. De totes maneres, la creença que els organismes foren capaços de salvar les grans distàncies oceàniques per mitjà dels mecanismes més inversemblants a nivell massiu (ocells, en el cas d'insectes i llavors; bales, per als animals més grans) feia que la qüestió dels ponts intercontinentals no fos gaire problemàtica. Aquestes opinions sobre la història geològica eren tan arrelades que han conduït a una certa actitud despectiva vers les relacions entre geo i biohistòria, quan la possibilitat de la mobilitat continental ha

estat raonada, en el sentit de creure que la major part de grups vius són massa recents perquè puguin haver estat afectats per la deriva continental (ROSEN, 1985). Però aquesta qüestió, cal tractar-la *in extenso*, car és un dels nuclis de la polèmica actual.

La teoria de la deriva continental i la biogeografia

Ja cap a mitjan segle XIX el geòleg francès Snider va emetre una hipòtesi sobre la primitiva existència d'una única massa continental. Però és de fet durant la segona dècada del present segle quan veu la llum la primera teoria raonada i sòlida de deriva continental, deguda a Alfred Wegener, qui postulà una dispersió de la Pangea primitiva a partir del Mesozoic. No és aquest el lloc més idoni per discutir els arguments a favor i en contra de la hipòtesi wegeneriana, així com les seves vicissituds (vegeu l'edició castellana del llibre de WEGENER), però sí que cal fer dues remarques sobre la qüestió, relacionades amb el tema que ens pertoca. En primer lloc, la relativa poca transcendència d'aquella hipòtesi en el camp de la biogeografia, deguda en gran part a la feblesa de l'argumentació geofísica de Wegener. En segon lloc, la utilització que va fer l'esmentat científic alemany, en defensa de la seva teoria, de problemes biogeogràfics no resolts, ni tan sols recorrent a la possibilitat de ponts intercontinentals, ni tampoc, per descomptat, a l'extraordinària capacitat de dispersió d'animals i plantes. Per exemple, el fet que *Mesosaurus*, rèptil extingit, es trobi a banda i banda de l'Atlàntic sud, als estrats permians del Brasil i Sud-Àfrica.

De fet, molt abans que els geòlegs acceptessin la possibilitat de la deriva continental, hi havia una tradició entre els biòlegs a favor seu, en la mesura en què era l'única que podia explicar determinades distribucions d'animals o plantes. WILEY (1981) cita HOOKER, qui cap al 1860 postulava connexions entre les masses continentals de l'hemisferi austral en base a la similitud en la distribució dels vegetals. Podria acceptar-se que, tal com afirma NELSON (1975), en els últims 100 anys hi ha hagut un malestar entre els biòlegs interessats en el problema de la distribució dels éssers vius, en el sentit de pensar que podia haver-hi una filogènia de l'escorça terrestre, que sintetitzés alhora la història biològica i la geològica. En els

últims anys la tectònica de plaques ha aportat a la deriva continental el fonament geofísic sòlid, que Wegener no va trobar.

Vicariança

S'ha parlat ja dels dos tipus de factors que, des de sempre, han estat presents a les explicacions sobre la distribució d'animals i plantes: els ambientals i els històrics. Pel que fa als històrics, fins ara tan sols n'hem tractat un, la capacitat de dispersió, el més considerat per la tradició darwinista. Però com molt bé diu ENDLER (1982), si una espècie ocupa una àrea de repartició determinada pot ser per tres raons: perquè la interacció amb els factors ambientals li hagi permès de sobreviure; perquè hagi estat capaç d'arribar fins allí des del seu centre d'origen; perquè hagi estat el resultat d'un procés d'especiació produït *in situ*. Des d'aquest punt de vista, hi ha tres grans tendències en la biogeografia moderna, segons sobre quin dels tres fets suara esmentats hom posi l'accent: l'ecològica, la dispersionista i la vicariant. De la primera ja n'hem parlat. Tractarem a continuació de la vicariant.

Per la seva mateixa concepció, cal parlar dels sistemes d'especiació abans que de la vicariança. A hores d'ara, i tenint en compte que hi ha una considerable confusió terminològica i àdhuc conceptual, tres són els sistemes bàsics d'especiació normalment admesos (vegeu CRACRAFT, 1982, citant BUSH, 1975). Dos d'ells són al·lopàtrics, és a dir impliquen l'aparició de barreres aïllants; el tercer és simpàtric, que implica que el procés d'especiació no es beneficia de la separació geogràfica.

Centrem-nos en els mecanismes al·lopàtrics. Si en l'àrea de distribució d'una espècie ancestral apareixen barreres geogràfiques, es poden donar dues situacions. En un cas, s'aïllen una sèrie de poblacions perifèriques, normalment petites, mentre que el gruix dels individus continua conservant el fenotipus i genotipus originaris. Normalment, hom parla d'especiació al·lopàtrica per aïllament perifèric. En l'altra situació, l'obstacle geogràfic divideix la població de l'espècie ancestral en dues de gairebé equivalents, des del punt de vista de quantitat d'individus. Es presuposa que l'espècie primitiva desapareix com a tal, bé que una de les dues espècies filles es conservi molt semblant a ella durant un cert temps. D'aquest mecanisme, en diem vicariant i de les dues espècies noves, vicàries. El fonament del pen-



Alfred Russel Wallace

Foto 5: Alfred Wallace

(Foto: ICC)

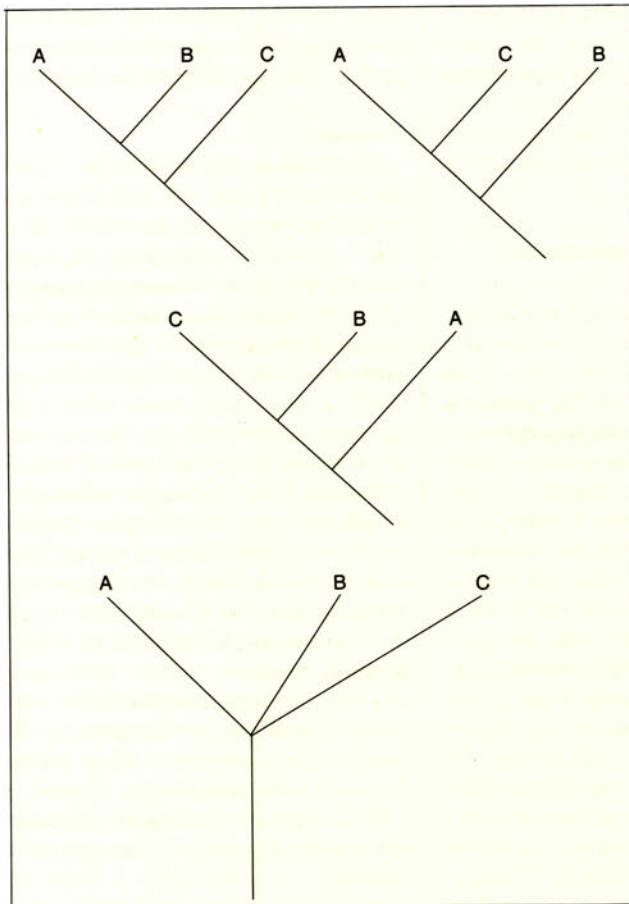


Fig. 1: Tres cladogrames possibles sobre l'espaciament de tres espècies germanes (A, B i C). Tots tres impliquen dicotomia, és a dir vicariància. Per contra, la tricotomia ens representaria un suposat procés d'espaciament al·lopàtric per aïllament perifèric

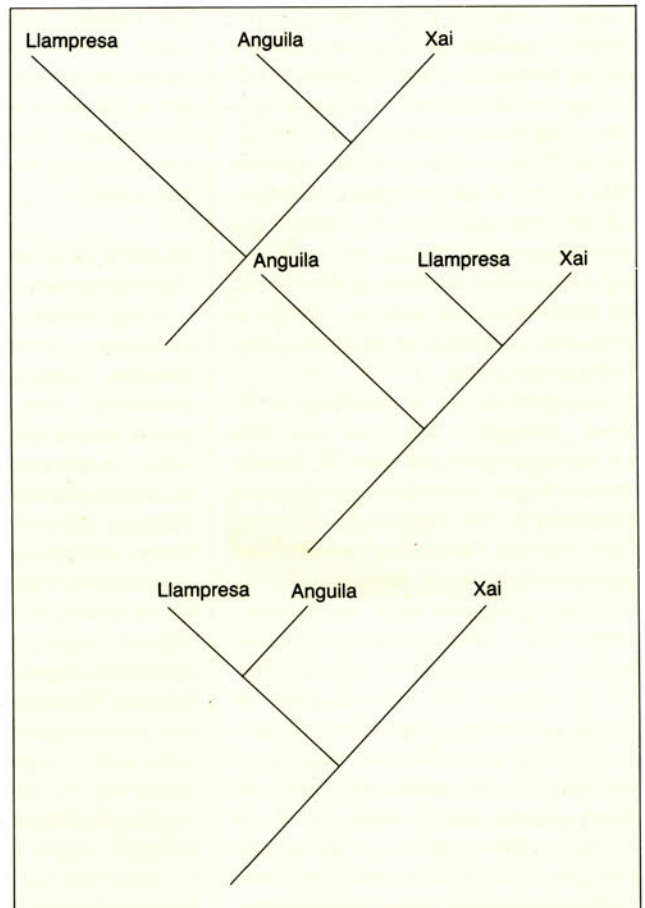


Fig. 2: Tres possibles cladogrames per a representar la relació fitogenètica entre un mamífer, un peix ossi i un ciclòstom. El cladograma A sembla el més acceptable, car l'anguila i el xai comparteixen un caràcter derivat o apomòrfic molt clar, les mandíbules. El B no té raó d'ésser i acceptar el C seria admetre una noció molt laxa i absolutament basada en la semblança superficial de peix

sament biogeogràfic vicariant és que si un determinat procés d'especiament ha estat possible per l'existència d'una barrera geogràfica, aquesta haurà estat també la que haurà provocat especiament geogràfica a d'altres taxons i, conseqüentment, podrem arribar a conèixer el procés de vicariància general d'una determinada zona del planeta. Ara bé, què passa quan s'ha donat un procés d'especiament al·lopàtric per aïllament perifèric, en el qual, en principi, es formen més de dues espècies germanes? En lloc de la típica dicotomia utilitzada normalment pels cladistes, caldria com a mínim una tricotomia. Els partidaris més radicals del model vicariant dubten de la possibilitat que es pugui produir més d'un procés d'especiament alhora. La probabilitat, diuen, és massa petita. Partint d'aquesta premissa, en realitat hi hauria un únic model d'especiament al·lopàtric, el vicariant. Per altra banda, fins i tot els que admeten els dos models creuen

que l'aïllament perifèric és més aviat un mecanisme atzarós i que, conseqüentment, pugui o no pugui assimilar-se a una situació de vicariància, és evident que no poden esperar-se gaires concordances en el procés d'especiament dels diferents taxons pobladors d'una zona geogràfica determinada (CRACRAFT, 1982).

En realitat, la teoria vicariant biogeogràfica pren suport en tres fets: 1. la deriva continental, ja comentada; 2. la creença que existeixen realment rèpliques d'àrees de distribució i que una adient recerca de dades les evidenciarà; 3. la validesa dels principis de la sistemàtica filogenètica o cladisme. Més endavant tornarem sobre el segon punt. El que cal ara és una explicació curta i sintètica dels principis cladistes.

Cladisme

El 1950 l'entomòleg alemany Willi Hennig publicà el seu llibre *Gründzüge*

einer Theorie der phylogenetischen Systematik. L'obra passà bastant desapercebuda, per causa de la seva doble dificultat: tema i llengua. El 1966 aparegué l'edició anglesa amb el nom *Phylogenetic systematics*, en gran part refeta pel mateix Hennig respecte de l'original i àmpliament criticada per la tasca del traductor, que es va veure acusat d'haver posat més pa que formatge. Hi ha una magnífica versió castellana, publicada per Eudeba de Buenos Aires, que entre els castellanoparlants europeus ha tingut encara pitjor sort que l'edició original alemanya. En qualsevol cas, la sistemàtica filogenètica, més coneguda pel nom inventat pels seus detractors, cladisme, ha impregnat els estudis sistemàtics d'uns quants grups zoològics en els darrers quinze anys, i s'ha convertit en una complexa realitat plena de capelles i capelletes. Així que, per entendre'n els rudiments, la millor manera és tornar a Hennig.



Foto 6: Richard Owen

(Foto: ICC)

Jo diria que hi ha dues idees bàsiques que defineixen la teoria de Hennig: les redefinicions dels conceptes d'homologia i de monofilietisme.

Des dels temps de Richard Owen, pri-

mer director del Museu Britànic d'Història Natural i ferotgement contrari a les idees de Darwin, els zoòlegs hem anat treballant amb les nocions d'homologia i analogia, tal com ell les definí. Un exemple sintètic: les extremitats anteriors de tots els vertebrats tetràpodes, des dels amfibis als mamífers, són homòlogues, malgrat les modificacions secundàries, car tenen un origen comú. Per contra, les ales dels ocells i les dels insectes són anàlogues perquè, malgrat la seva equivalència funcional, no tenen res a veure des del punt de vista d'origen. A partir d'aquests conceptes rebutjarem els grups polifilètics, és a dir, basats en analogies, per contraposició als monofilètics, definits per mitjà del reconeixement d'òrgans homòlegs. Per la seva banda, Hennig introduí la noció de parafilietisme: no n'hi ha prou de parlar d'homologies, car un caràcter homòleg pot ser primitiu (plesiomòrfic) o derivat (apomòrfic). Tan sols els segons ens defineixen grups monofilètics; si hom té en compte les plesiomorfies, tindrem grups parafilètics. A més, un grup tan sols és monofilètic si reuneix tots els individus que comparteixen els caràcters apomòrfics que el defineixen. Exemples: Si volem

definir els mamífers, haurem de recórrer a la capacitat d'alletament, com a caràcter derivat; dir que tenen vèrtebres és no dir res, car és un caràcter primitiu per a ells. Els rèptils no són monofilètics, en la mesura en què no es pot definir un caràcter derivat o apomòrfic que els aplegui. L'antic concepte d'osteïcti (literalment, peix ossi) pressuposa parafilietisme, car els peixos ossis no són els únics que tenen un esquelet format per os; si volem continuar parlant d'osteïcti, és tan «peix ossi» una sardina, com una granota, com una serp, com un colom, com un ésser humà. Si volem relacionar un ciclòstom (llampresa), una anguila o un xai, des del punt de vista de la sistemàtica filogenètica, haurem de concloure que l'anguila és més a prop del xai que de la llampresa, malgrat la semblança morfològica. La raó és que l'anguila i el xai comparteixen un caràcter derivat molt clar, les mandíbules, que no té una llampresa.

Si bé, com ja ha estat dit, la sistemàtica filogenètica constitueix un dels fonaments del pensament biogeogràfic vicariant, una identificació mecànica entre ambdues posicions fóra equivocada. El mateix Hennig, i algun dels

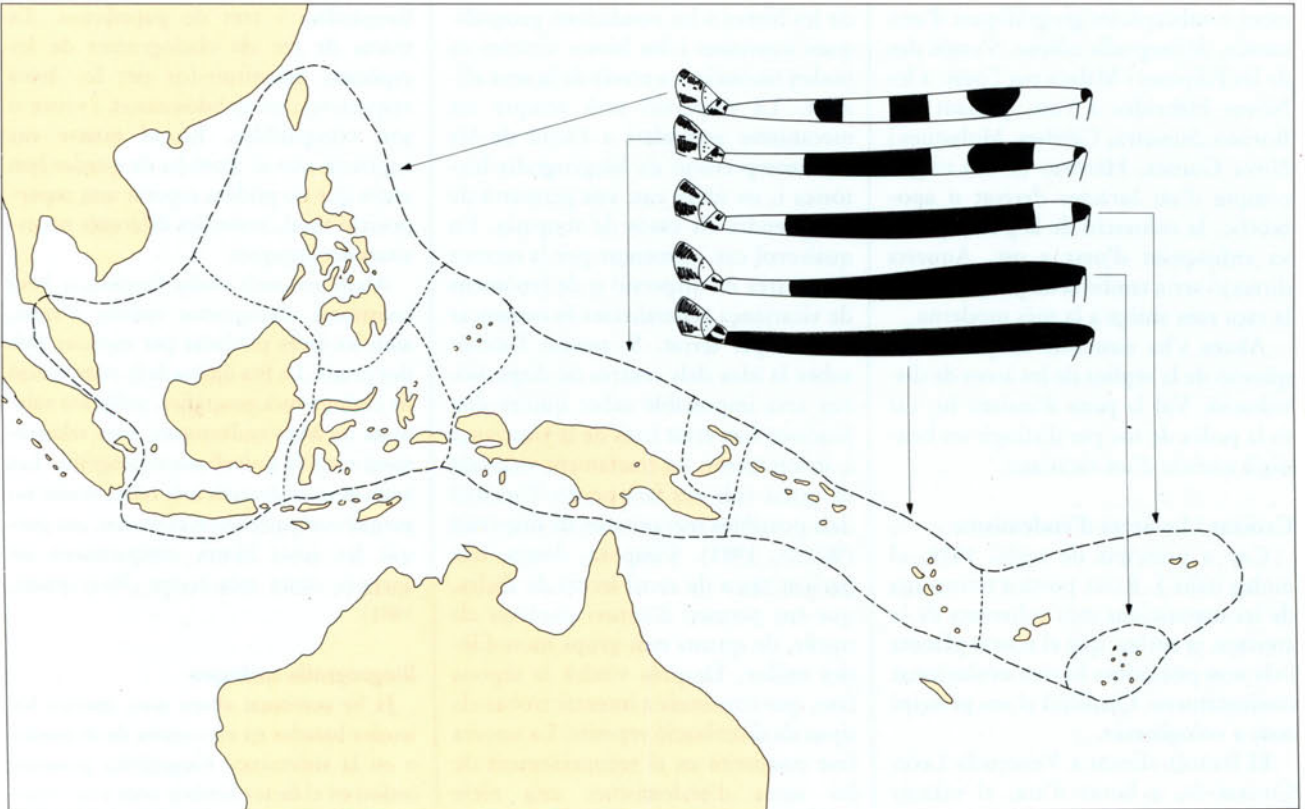
Fig. 3: Variació geogràfica de la coloració de la pota a *Mimegralla albina*



Foto 6: Willi Hennig

(Foto: ICC)

seus seguidors actuals, com BALL (1975), accepten la idea bàsica dels centres de dispersió, entenent que aquests, com a centres d'origen, es localitzarien allà on es situen les formes més primitives, normalment on hi ha també la més gran diversitat taxonòmica. És el que ha estat denominat la regla de la progressió. Un exemple, del mateix Hennig, és molt il·lustratiu. Es tracta de les races o subespècies geogràfiques d'una mosca, *Mimegralla albina*. S'estén des de les Filipines i Malaca per l'oest, a les Noves Hèbrides a l'est, passant per Borneo, Sumatra, Cèlebes, Moluques i Nova Guinea. HENNIG (1968) tingué compte d'un caràcter derivat o apomòrfic, la coloració de la pota, que es va enfosquint d'oest a est. Aquesta direcció seria també la de progressió de la raça més antiga a la més moderna.

Abans s'ha esmentat de passada la qüestió de la rèplica de les àrees de distribució. Val la pena d'insistir-hi, car és la pedra de toc per distingir un hennigià estricte d'un vicariant.

Croizat i les àrees d'endemisme

Cap a principis de segle, 1918, el biòleg italià J. ROSA portà a terme una de les exposicions més coherents de la creença, ja antiga, que el nostre planeta i els seus pobladors havien evolucionat conjuntament. Qualificà el seu principi com a «ologènesi».

El francès afinat a Veneçuela Leon Croizat és, a hores d'ara, el màxim

representant de la teoria segons la qual les disjuncions faunístiques, o florístiques, actuals han d'ésser estudiades sota el punt de vista que els esquemes de distribució es repliquen. Ell i els seus seguidors creuen fermament que hi ha realment rèpliques de les àrees de distribució i que una adient recerca de dades les evidenciaria. Segons aquest punt de vista, tota la seva hipòtesi, sobre la qual ha escrit a bastament el mateix CROIZAT (1958, 1964), està centrada sobre la idea dels *tracks*, que podríem traduir com a rastres o vestigis, en el sentit que l'actual distribució d'un taxó monofilètic pot considerar-se com un vestigi de la primitiva, i ha d'haver patit les mateixes influències que d'altres. Es tracta, doncs, d'esbrinar el *generalized track* o distribució vestigial sintètica o generalitzada, que es pot reconèixer perquè inclou alhora el màxim nombre d'organismes i els més diversos, biològicament parlant (CROIZAT, NELSON i ROSEN, 1974). Les biotes, és a dir, les combinacions de la flora i la fauna d'una zona determinada, tenen tendències a persistir-hi a través del temps, amb independència dels canvis que hagin pogut experimentar. En qualsevol cas, el fenomen de la vicariança és la principal resposta de les biotes a les condicions geogràfiques canviants i les biotes vicàries es poden reconèixer a través de la seva afinitat. La dispersió serà sempre un mecanisme secundari a l'hora de fer una interpretació de biogeografia històrica i, en últim cas, ens permetrà de comprendre els casos de simpatia. En qualsevol cas, començar per la recerca de centres de dispersió o de fenòmens de vicariança generalitzats és començar la casa pel terrat. Si posem l'accent sobre la idea dels centres de dispersió, ens serà impossible saber quines disjuncions han estat fruit de la vicariança i, inversament, un tractament vicariant de grans vols ens farà perdre l'horitzó dels possibles mecanismes de dispersió (WILEY, 1981). S'imposa, doncs, una pacient tasca de recol·lecció de dades, que ens permeti d'antuvi conèixer els *tracks*, de quants més grups monofilètics millor. Després vindrà la segona fase, que consisteix a intentar trobar els tipus de distribució repetits. La tercera fase consistirà en el reconeixement de les àrees d'endemisme: una sèrie

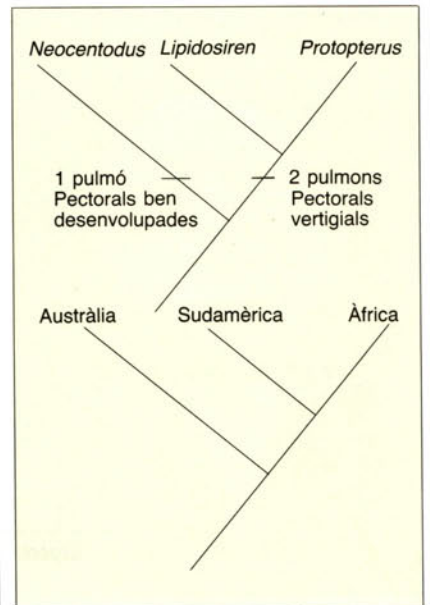


Fig. 4: Coincidència entre el cladograma de les tres espècies de dipnous vivents i el que ens podria representar la dispersió de les terres del Cronduana durant el Mesozoic. L'escola vicariant és molt favorable a comparacions d'aquest càire

d'aquestes estarà formada per les zones en què es troben una o més espècies d'un grup monofilètic. Per exemple, suposem tres àrees geogràfiques determinades, poblades respectivament de forma endèmica per tres espècies de llargardaix i tres de papallones. Es tracta de fer els cladogrames de les espècies, substituir-los per les àrees respectives, en ambdós casos, i veure si són compatibles. En el nostre cas suposem que sí. Però ha de quedar ben entès que no podem esperar una superposició total, ateses les diferents necessitats ecològiques.

Aleshores amb molta freqüència hom construeix cladogrames reduïts d'àrees, amb les àrees poblades per espècies dels dos grups. La fita última és la construcció de cladogrames geogràfics, utilitzant solament les àrees endèmiques, cosa relativament senzilla a nivell macrogeogràfic. Les àrees es consideraran més relacionades no perquè comparteixin més taxons, ans perquè les seves biotes comparteixen un ancestre comú més recent (PATTERSON, 1981).

Biogeografia ecològica

Ja he comentat abans que, mentre les teories basades en els centres de dispersió o en la sistemàtica filogenètica posaven èmfasi en el factor històric com a determi-

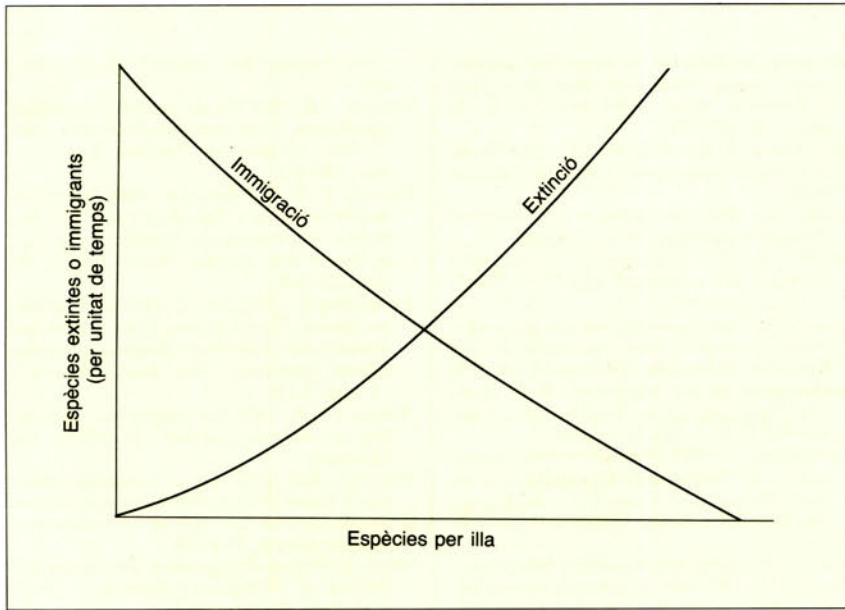


Fig. 5: Model de les relacions immigració-extinció per una determinada illa, segons la idea de MacArthur i Wilson. La taxa d'immigració davalla progressivament, inversament que la taxa d'extinció. Se suposa que les taxes són relativament similars per a les diferents espècies. Altrament el model no podria aplicar-se. Un teòric punt d'equilibri seria el d'intersecció de les dues corbes

nant en la distribució actual de les biotes, hi havia tot un seguit d'especialistes que tenen particularment en compte els factors ecològics. Per a acabar aquest article, ens ocuparem ara de les idees dominants en aquesta tendència.

Si bé és molt cert que l'ecologia determina quines espècies poden poblar i quines no un determinat indret, el problema és fins a quin punt els factors ecològics actuen amb independència dels històrics. Una cosa cal tenir present des de bon principi, i és que posar l'accent únicament en l'ecologia de les espècies per explicar llur repartició es pot fer tan sols dins una perspectiva curta, car els factors ecològics depenen i són modificats pels històrics. Tan sols d'aquesta forma hom pot prescindir, per exemple, del fenomen de l'especiació que, tal com hem vist, condiciona moltíssim la perspectiva teòrica dins el context de la biogeografia històrica.

Del que en realitat es proposa la biogeografia ecològica, STRONG i REY (1982) donen una explicació alhora curta i correcta. Aquests especialistes estarien fonamentalment interessats en com la distribució espacial i temporal, a curt termini, és afectada per la depredació, les malalties, el parasitisme i, en última instància, pels factors abiòtics.

Tal vegada és el model de MACARTHUR i WILSON el més representatiu de les ten-

dències actuals en biogeografia ecològica, pel que fa a models matemàtics. Per raons d'espai, donaré una idea molt sumària. Qui vulgui més informació pot consultar l'edició catalana del seu llibre, publicat el 1983.

Els esmentats autors parteixen de la necessitat d'engegar una biogeografia experimental. És en aquest sentit que consideren com a molt importants les illes, entenent com a tals no tan sols els espais de terra voltats d'aigua, sinó també, per exemple, llacs o àrees boscoses isolades. L'experimentació consistiria a alterar la biota, ja sigui mitjançant afegits o per subtraccions d'espècies. En aquests espais reduïts hi hauria un equilibri dinàmic en què intervindria l'extinció per un costat i la immigració per l'altre. MacArthur i Wilson idearen unes corbes explicatives de la immigració i de l'extinció que ja són força clàssiques. Una d'elles, la que explicaria la immigració, decreix gradualment conforme augmenta la riquesa en espècies de l'illa, és a dir, cada volta entrarien menys espècies per unitat de temps. Contràriament, el nombre d'espècies que s'extingiria s'aniria incrementant. La combinació seria una situació de relativa homogeneïtat.

Un altre model de biogeografia ecològica que ha causat molt d'impacte durant força anys, i encara desperta polèmica

(ENDLER, 1982), posà l'accent sobre la importància com a refugi de les selves pliocèniques. Parteix del fet que tant a Sud-Amèrica com a l'Àfrica hi ha situacions geogràfiques repetides, pel que fa a les selves tropicals. Aquestes zones geogràfiques patiren regressions importants durant el Plistocè, una etapa caracteritzada per la seva sequedat i per una temperatura relativament freda. Els fragments resultants devien actuar com a refugis, és a dir, llocs on podien resistir les espècies per a les quals l'ambient era desavinent. Aquests refugis donaren lloc a centres de diversificació i endemisme. Quan el clima es féu més càlid i humit, la selva tornà a expansionar-se, de forma que les poblacions refugiades, abans isolades, entrarien en contacte. Segons els partidaris d'aquesta concepció, aqueixes zones de contacte es podrien reconèixer en l'actualitat per la gran quantitat de clines presents. VANZOLINI i WILLIAMS (1970) estudiaren la teoria de refugis a base d'un rèptil, *Anolis crislepis*, i arribaren a la conclusió que en realitat devien produir-se successives retraccions i expansions.

Adrià Casinos

Càtedra de Zoologia (Vertebrats)
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

BIBLIOGRAFIA

- BALL, I.R. 1975 *Nature and formulation of biogeographic hypothesis*. "Syst. Zool.", 24, pàgs. 407-430.
- BUSH, G.L. 1975 *Modes of animal speciation*. "Ann. Rev. Ecol. Syst.", 6, pàgs. 339-364.
- CRACRAFT, J. 1982 *Geographic Differentiation, Cladistics, and Vicariance Biogeography: Reconstructing the Tempo and Mode of Evolution*. "American Zool.", 22, pàgs. 411-424.
- CROIZAT, L. 1958 *Panbiogeography*, Caracas, edició de l'autor.
- CROIZAT, L. 1964 *Space, time and form; the biological synthesis*, Caracas, edició de l'autor.
- CROIZAT, L.; NELSON, G. i ROSEN, D.E. 1974 *Centers of origin and related concepts*. "Syst. Zool.", 23, pàgs. 265-287.
- ENDLER, J.A. 1982 *Alternative Hypotheses in Biogeography: Introduction and Synopsis of the Symposium*. "Amer. Zool.", 22, pàgs. 349-354.
- ENDLER, J.A. 1982 *Problems in Distinguishing Historical from Ecological Factors in Biogeography*. "Amer. Zool.", 22, pàgs. 441-452.
- HALLAM, A. 1976 *De la deriva de los continentes a la tectónica de placas*, Barcelona, Labor.
- HENNIG, W. 1968 *Elementos de una sistemática filogenética*, Buenos Aires, Eudeba.
- HOOVER, J.D. 1860 *On the origin and distribution of species.- Introductory essay on the flora of Tasmania*. "Amer. J. Sci. Arts", ser. 2, 29, pàgs. 1-25, 305-326.
- MACARTHUR, R.H. i WILSON, E.O. 1983 *Teoria de la biogeografia insular*, Ciutat de Mallorca, Moll.
- MAYR, E. 1982 *The Growth of Biological Thought*, Cambridge, Mass., Harvard.
- NELSON, G. 1975 *Biogeography, the vicariance paradigm, and continental drift*. "Syst. Zool.", 24 (4), pàgs. 490-504.
- NELSON, G. 1983 *Vicariance and Cladistics: Historical Perspectives with Implications for the Future*. A "Evolution, Time and Space: The Emergence of the Biosphere", R.W. Sims, J.H. Price and P.E.S. Whalley (Ed.), pàgs. 469-492, Londres, Academic Press.
- PATTERSON, C. 1981 *Methods of Paleobiogeography*, A "Vicariance Biogeography. A Critique", Nelson G. i Rosen D.E. (Ed.), pàgs. 446-500, Nova York, Columbia University Press.
- ROSA, J. 1918 *Ologenesi*, Florència, Bempard.
- ROSEN, D.E. 1985 *Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean*. "Ann. Missouri Bot. Grand.", 72, pàgs. 636-659.
- SCLATER, P.L. 1858 *On the general geographical distribution of the members of the class Aves*. "J. Proc. Linnean Soc. London (Zool.)", 2, pàgs. 130-145.
- STRONG, Jr. D.R. i REY, J.R. 1982 *Testing for MacArthur-Wilson Equilibrium with the Arthropods of the Miniature Spartina Archipelago at Oyster Bay, Florida*. "Amer. Zool.", 22, pàgs. 355-360.
- VANZOLINI, P. i WILLIAMS, E. 1970 *South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the Anolis chrysolepis species group (Sauria, Iguanidae)*. "Arq. Zool. São Paulo", 19, pàgs. 1-298.
- WALLACE A.R. 1876 *The geographical distribution of animals*, Londres, MacMillan and Company.
- WALLACE, A.R. 1985 *Viaje al Archipiélago Malayo, II. Timor, III. Célebes*. Barcelona, Laertes.
- WEGENER, A. 1983 *El origen de los continentes y océanos*, Madrid, Pirámide.
- WILEY, E.O. 1981 *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, Nova York, John Wiley and Sons.



APLICACIONS FOTOGRAMÈTRIQUES S.A.

Fotogrametria arqueològica
arquitectònica i industrial

Carrer Pau Claris, 108, pral.
08009 Barcelona
Telèfon: (93) 205 63 93
Telex: 97514-STJI-E
Fax: (93) 237 90 25